

FYLOGENEZE A DIVERZITA HUB A PODOBNÝCH ORGANISMŮ

(část přednášky *Fylogeneze a diverzita řas a hub*)

system založený na pojetí taxonů v 10. vydání Dictionary of the Fungi (Kirk et al. 2008)

- **Amoebozoa: Mycetozoa • Excavata: Acrasida • Rhizaria: Plasmodiophorida**
- **Chromalveolata: Peronosporomycota / Labyrinthulomycota / Hyphochytriomycota**
 - **Opisthokonta: Microsporidiomycota / Chytridiomycota / Blastocladiomycota**
 - / *Eumycota* / *Zygomycota* / *Glomeromycota*
 - / *Ascomycota*: *Taphrinomycotina*, *Saccharomycotina*, *Pezizomycotina*
 - / *pomocná oddělení Deuteromycota a Lichenes*
 - / *Basidiomycota*: *Pucciniomycotina*, *Ustilaginomycotina*, *Agaricomycotina*

Říše: AMOEBOZOA

Oddělení: MYCETOZOA (MYXOMYCOTA, MYXOPROTISTA) – HLENKY

dříve spojovány do jednoho oddělení s akrasii, se kterými se spojují některé společné znaky:

- **výživa je heterotrofní**, a to holozoická (fagocytóza – pohlcování jiných organismů)
- v trofické fázi se vyskytují v podobě měňavkovitých **myxaméb**, bičíkatých **myxomonád** nebo tvoří mnohojaderná **plazmodia**, není vytvořena pevná buněčná stěna
- v reprodukční fázi se vytváří plodničky – **sorokarpy** nebo **sporokarpy** a spory s pevnou buněčnou stěnou
- v klidové fázi tvoří mikrocysty, sférocysty nebo sklerocia

naopak oproti akrasii jsou hlenky vymezeny těmito znaky: **ploché myxaméby** mají pseudopodia **se subpseudopodii**; buněčná stěna je **celulózní**; vytvářejí **plazmodia** a **sporokarpy**; dochází k pohlavnímu procesu

trofickou fázi představují **myxaméby**, **myxomonády**, **pseudoplazmodia** nebo **plazmodia**

z pseudoplazmodií vznikají **sorokarpy**, z myxaméb nebo plazmodií **sporokarpy** (útvary, v nichž se tvoří spory)

klidovými stadii jsou mikrocysty nebo sklerocia

Třída: *PROTOSTELEA (PROTOSTELIOMYCETES)*

tvoří se myxomonády nebo myxaméby, splýváním vznikají plazmodia; stopkaté sporokarpy obsahují max. 8 spor
vyskytují se celosvětově v půdě i na rozkládajících se organických substrátech, bývají součástí společenstev dekompozitorů (jimiž se živí)

čeled' *Protosteliaceae* – primitivní typy, netvoří se myxomonády ani plazmodia, není pohlavní proces (*Protostelium*)

životní cyklus: ze spory vyklíčí myxaméba => postupně se z ní vytvoří stopkatý sporokarp => z něj se uvolní 1 spora

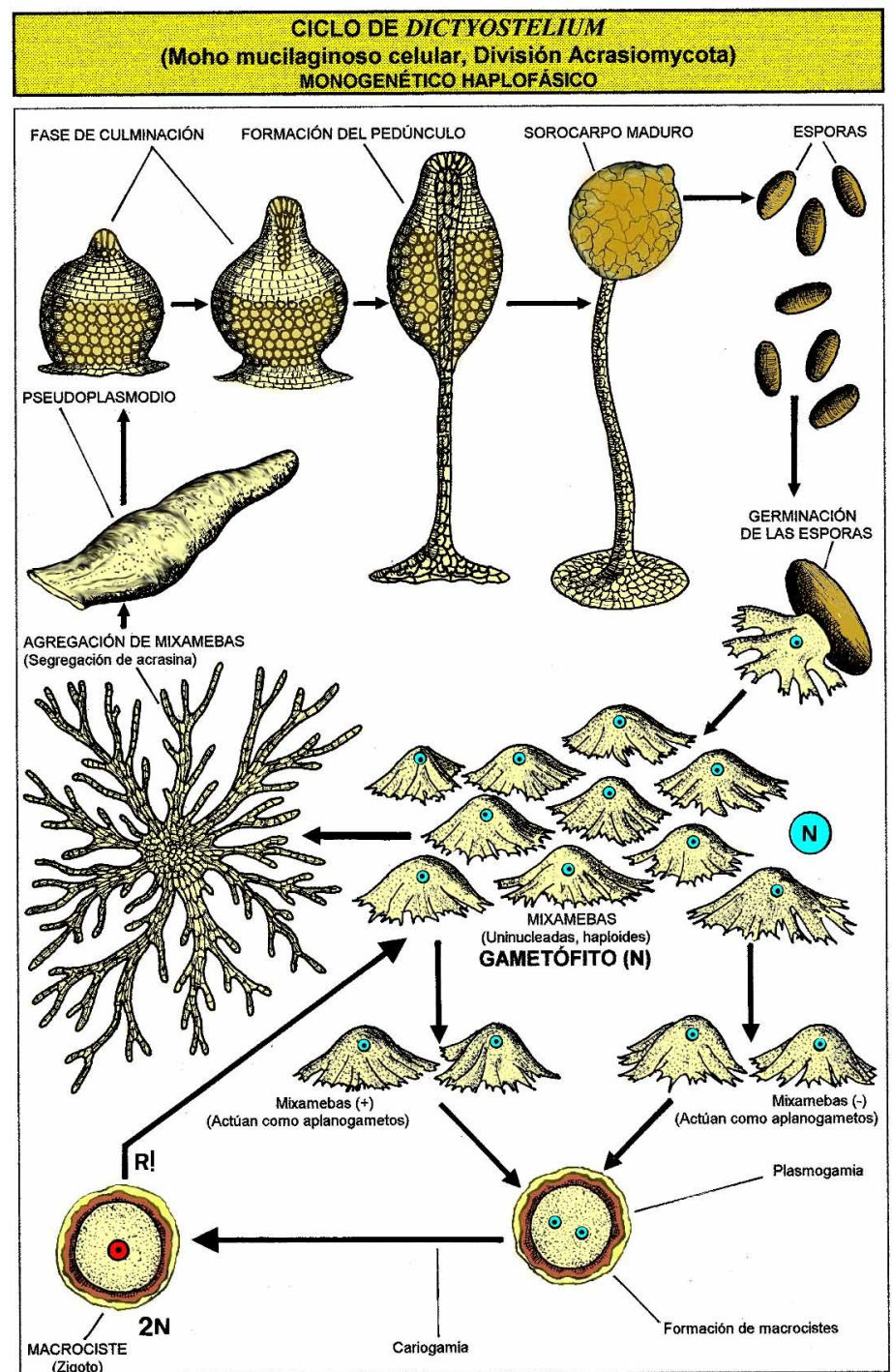
čeled' *Ceratiomyxaceae* – řazená v různých systémech do třídy *Protostelea* (spory se tvoří exogenně) nebo *Myxogastrea* (tvoří se myxomonády, je zde pohlavní proces)

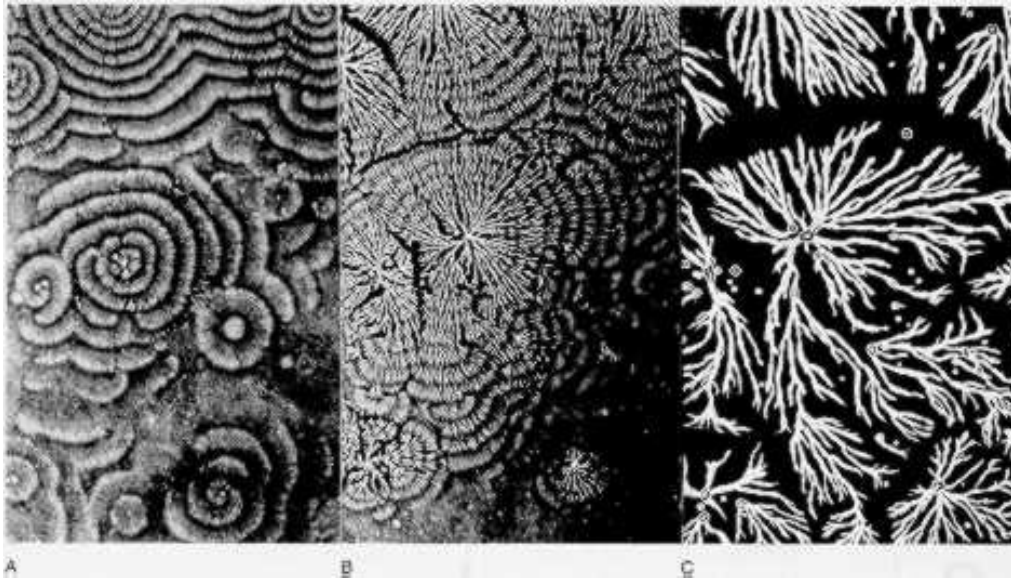
životní cyklus (*Ceratiomyxa* - válečkovka):
ze spory klíčí myxomonády => přechází v myxaméby => splývají v mnohojaderné plazmodium (tu pravděpodobně kopulace => diploidní) => z plazmodia se vytvoří souvislý povlak sloupečků => na nich po meiozi vznikají 1-sporová sporangia => buňky v nich se dále dělí (na 4-8) => z buněk se pak uvolní myxomonády



Třída: *DICTYOSTELEA* (*DICTYOSTELIOMYCETES*)

haplobiotický životní cyklus: ze spor se uvolní myxaméby => množí se dělením => v případě nedostatku (potravy, vody, světla) nastává agregační fáze: kopulací myxaméb vznikají makrocysty (z nich pak meiotickým dělením zase améby), produkující akrasin => atraktant přitahující další myxaméby => shlukování => vzniká pseudoplasmodium z jednojaderných améb => za určitých podmínek migrace => vznik sorokarpu: vytvoří se stopečka => po ní posun améb na vrchol => přeměna ve spory s celulózní bun. stěnou





Dictyostelium sp.
– vlevo shlukování
myxaméb,
vpravo dozrávající
sorokarp

Zdroj obr. vpravo: R. Moore, W. D.
Clark, K. R. Stern & D. Vodopich:
Botany. - Wm. C. Brown Publ., 1995.

rozdíly oproti protosteliím a vlastním hlenkám: netvoří se myxomonády, shlukováním myxaméb vznikají pseudoplasmodia, spory se tvoří na sorokarpech (znaky shodné s akrasiiemi, od nichž je odlišuje stavba myxaméb, diferenciace sorokarpů a celulózní stěna spor)

za nepříznivých podmínek myxaméby přímo vytvoří buněčnou stěnu => vznikají mikrocyty (a naopak)

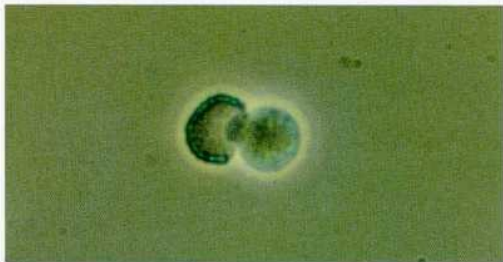
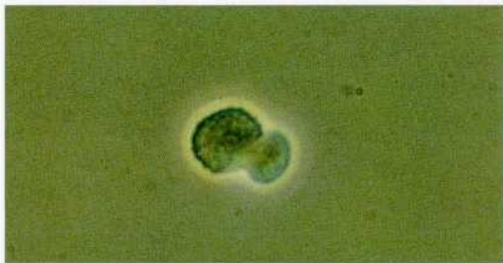
výskyt zejména v půdě nebo na organických zbytcích, nejvíce v mírném pásu (*Dictyostelium*)

Třída: *MYXOGASTREA (MYXOMYCETES)* – VLASTNÍ HLENKY

životní cyklus je haplodiplobiotický, tvoří se haploidní myxomonády i myxaméby a následně diploidní plazmodia

různý průběh mitózy – myxaméby (resp. myxomonády) mají otevřenou mitózu s centriolami, v plazmodiích probíhá uzavřená mitóza bez centriol

výživa všech stadií holozoická (pohlcování – fagocytóza)



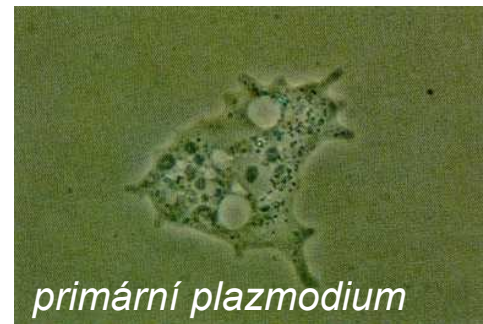
uvolnění monády ze spory

životní cyklus:

za příznivých podmínek (teplota, vlhkost) se ze spory uvolní myxaméby - volně se mění na myxomonády a zpět vytvořením/ztrátou bičíků anebo v nepříznivých podmínkách vytvoří cysty a pak z nich zase vyrejdí; myxaméby i myxomonády fungují jako gamety => kopulace + a – jedinců => diploidní myxaméby (po kopulaci monád zatažení bičíků) => řada mitóz bez dělení protoplastu => mnohojaderné plazmodium

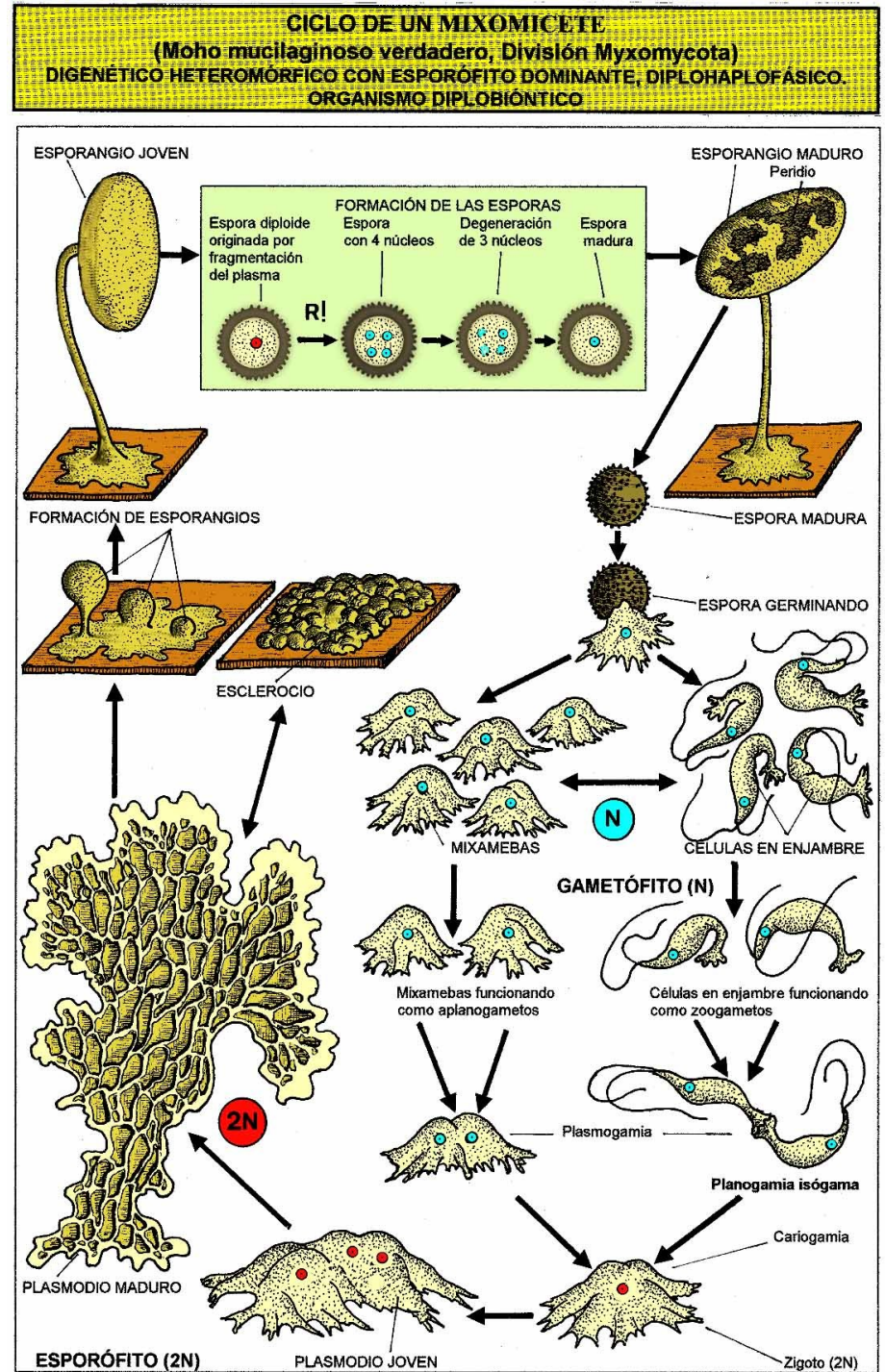


kopulace myxomonád



primární plazmodium

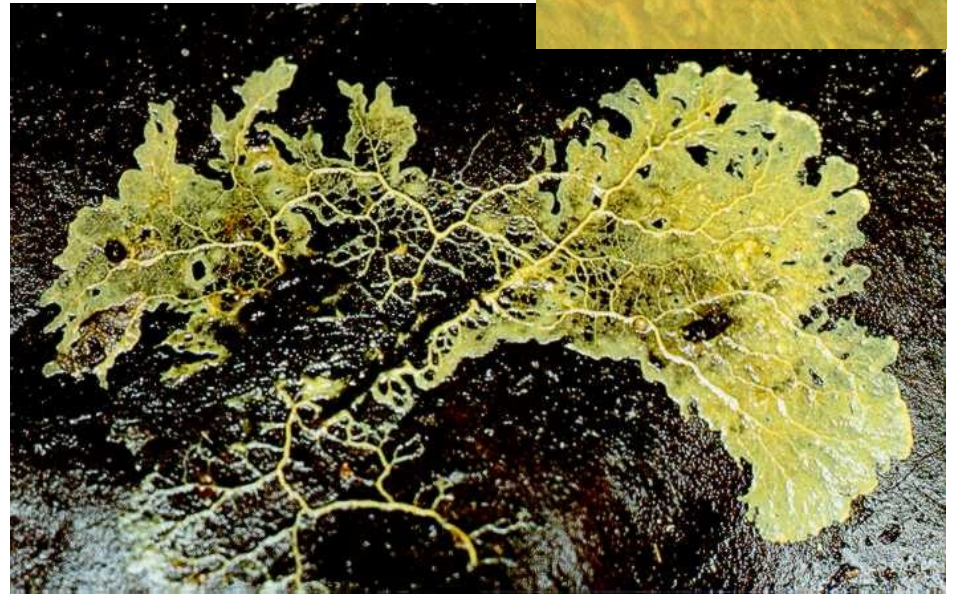
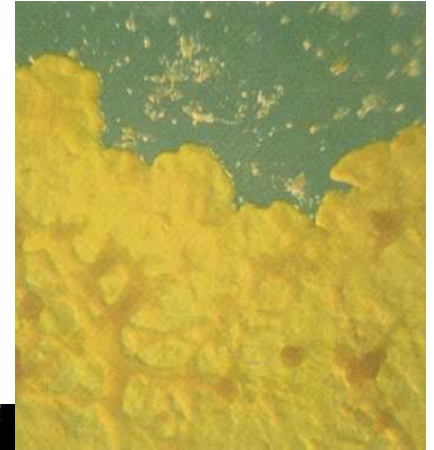
=> mnohojaderné plazmodium je v trofické fázi negativně fototaktické
=> při přechodu do reprodukční fáze pozitivní fototaxe, plazmodium ztrácí vodu a na povrchu se tvoří tenká blanka - **hypothalus** => z něj vyrůstají sporokarpy => uvnitř nich vakuolizace => tvorba kapilicia; vlastní plazmodium se mění ve spory: sporokarp se rozpadá => diploidní jádra se obalují buněčnou stěnou => dochází k meiozi => 3 jádra degenerují, výsledná spora je jednojaderná (jsou známy i vícejaderné v případě následných mitóz => z nich klíčí více myxaméb)



plazmodia se vyznačují prouděním plazmy, synchronizovaným dělením jader, schopností růstu i po rozdělení a naopak splývání plazmodií téhož druhu

- **protoplazmodium** je mikroskopické, jen pomalé proudění plazmy; vzniká z něj jeden sporokarp
- **afanoplazmodium** je zpočátku jako protoplazmodium, ale zvětší se; strukturu tvoří síťovitá žilnatina, kterou obklopuje cytoplazma, rychle proudící; vzniká z něj více sporokarpů
- **faneroplazmodium** je též zpočátku jako protoplazmodium, leč naroste do makroskopických rozměrů; jeho struktura je složitější, členěná na gelatinózní a tekutou část, protoplazma je zrnitá; též z něj vzniká více sporokarpů

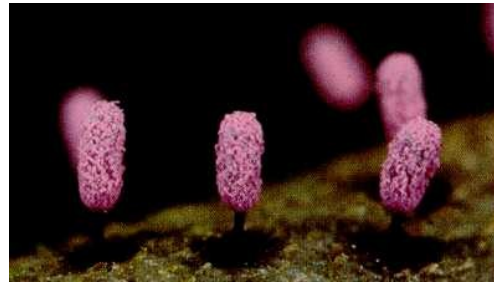
Vpravo: faneroplazmodium rodu *Physarum*



v nepříznivých podmínkách se plazmodia mění na **sklerocia** (tvrdé nebuněčné útvary)

z plazmodií vznikají reprodukční struktury – **sporokarpy**

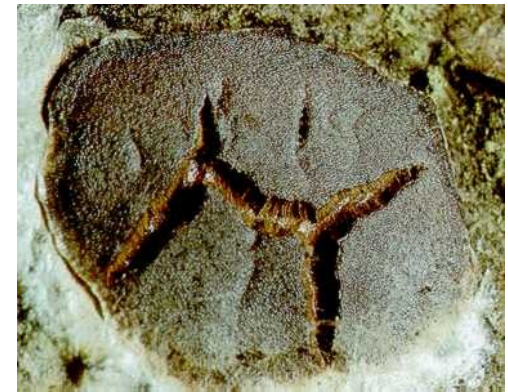
- **sporangia** (stopkatá nebo přisedlá) vznikají z protoplazmodií nebo malých částí plazmodií



- **aethalia** (nestopkatá, rozlitá) vznikají z větších částí plazmodií – je to vlastně útvar vzniklý sloučením řady sporangií v celistvý útvar se společným obalem – peridií (u některých druhů jsou ještě zřetelné stěny původních sporangií – tzv. **pseudoaethalium**)



- **plazmodiokarp** vzniká z velkých částí síťovitého plazmodia, gelatinózní plazma se koncentruje podél žilnatiny, postupně se tvoří peridie (celý výsledný útvar může být síťovitý)

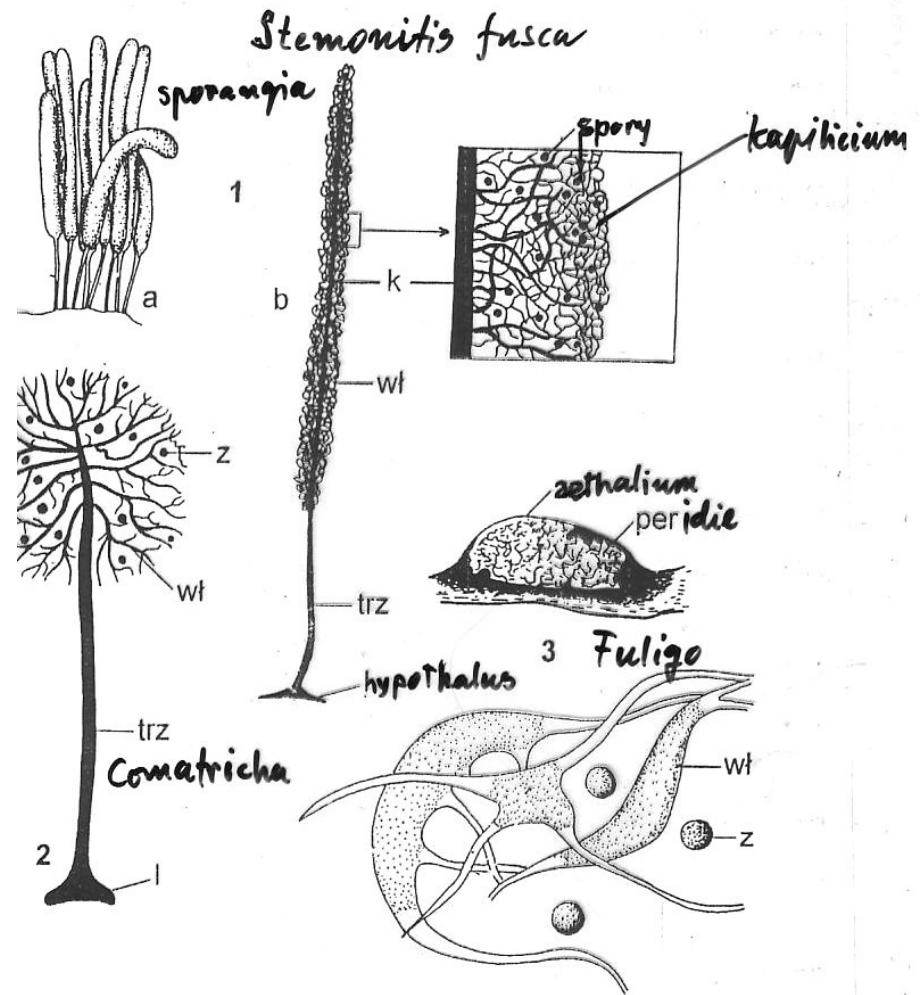


Nahoře sporangia,
níže aethalium
a pseudoaethalium,
vlevo plazmodiokarp

uvnitř sporokarpů se tvoří vlákna (jednotlivá nebo větvená)
 – **kapilicium**, nebuněčná struktura vzniklá z vyloučenin vakuol, uchycená na peridii, bázi sporokarpu nebo kolumelu (pseudokapilicium – nepravidelné nitřovité útvary)
 spory mají dvoj- (příp. tří-)vrstevnou stěnu, vnitřní vrstva je celulózni, ve vnější jsou různé látky

výskyt: zcela kosmopolitní, závislé na dostatečné teplotě a vlhkosti – preferují chladná, stinná, vlhká místa; v mírném pásu růst omezen na letní sezónu
substrát: organické zbytky, zejména rostlinné, ale žijí i v půdě, živí se mikroorganismy tam žijícími

system: 5(-6) řádů ve 2(-3) skupinách (některými autory jsou do této třídy řazeni i zástupci čeledi *Ceratiomyxaceae*)



- většina hlenek má myxogastroidní typ vzniku sporokarpu
 - na povrchu plazmodia se vytváří hypothalus, z něj roste sporokarp;
 - v trofické fázi tvoří proto- nebo faneroplazmodia

řád *Echinostelida* tvoří protoplazmodia a sporangia, nejmenší zástupci; příbuznost s podtřídou *Protosteliomycetidae* - naznačuje společný původ (*Echinostelium*)

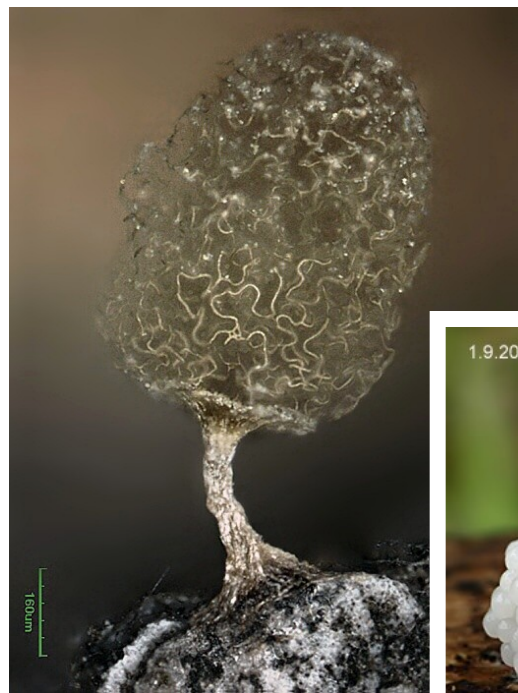
řád *Liceida* – proto- nebo faneroplazmodia, sporokarpy různých typů, netvoří se (neplatí bez výjimky) kolumela a kapilicium (*Lycogala* - vlčí mléko, růžová kulovitá aethalia)

řád *Physarida* – faneroplazmodia, sporokarpy různých typů, tvoří se kolumela a kapilicium, často inkrustované CaCO_3 (*Physarum* - sporangia nebo plazmodio-karpy, *Fuligo* - slizovka, aethalia)



Zleva: aethalia *Lycogala epidendrum*, sporangia *Physarum leucophaeum*, aethalium *Fuligo septica*





Vlevo sporangia *Trichia* sp.,
Arcyria pomiformis, dole vývin
sporangíí *Stemonitis fusca*

Foto Dalibor Matýsek (*Echinostelium*, *Physarum*, *Arcyria*),
Oldřich Roučka (*Fuligo*, *Stemonitis*),
Pavol Baksy (*Lycogala*), Anton Mocik (*Trichia*);
zdroj fotografií: <http://www.nahuby.sk>

řád Trichiida – tvoří
přechodný typ mezi afano-
a faneroplazm., sporokarpy
typu sporangia nebo plaz-
modiokarpu, kapiliciem bohatě strukturované
(*Arcyria* - vlnatka, *Trichia* - vlasatka)

- stemonitoidní typ vzniku sporokarpu:
 - hypothalus se vytváří na spodní straně plazmodia na substrátu;
 - tyto hlenky v trof. fázi tvoří afanoplazmodia

řád Stemonitida - sporangia s jemnou peridií,
vytvořena kolumela a větvené kapiliciem
(*Stemonitis* - pazderek)



Říše: EXCAVATA

Oddělení: PERCOLOZOA

Třída: HETEROLOBOSEA

– protozoální organismy, mezi které patří **řád *Acrasida* - akrasie**

skupinu charakterizuje:

- tvorba **válcovitých myxaméb**, jejichž pseudopodia jsou **bez subpseudopodií**;
- v buněčné stěně **není celulóza**;
- vytvářejí **pseudoplazmodia a sorokarpy**;
- nebyl pozorován pohlavní proces

základním typem stélky je haploidní myxaméba s jedním jádrem (výjimečně více); dělení myxaméb je schizotomické

pseudopodia (panožky) myxaméb jsou lalokovitá, bez koncových výběžků – subpseudopodií

výživa myxaméb je holozoická, pohlcují bakterie, kvasinky aj.

jen výjimečně dochází ke vzniku myxomonád, které mají 2 akrokontní bičíky bez mastigonemat

za nepříznivých podmínek dochází ke vzniku tenkostěnných mikrocyst anebo sférocyst s drsnou stěnou (mohou vznikat i splynutím myxaméb)

životní cyklus: ze spor se uvolní **myxaméby** => rozmnožování dělením => nastává shlukovací fáze - shlukováním myxaméb vznikají pseudoplazmodia => postupně se diferencují na stopku a sorogen => na stopce se vytvoří buněčná stěna, zatímco sorogen (stále tvořený shlukem buněk) se rozčlení do laloků => v nich se vytvářejí řetězce spor (již s buněčnou stěnou) => vzniká sorokarp => i buňky stopky se promění ve spory

výskyt: v půdě nebo na organických substrátech

systematické zařazení: možná polyfyletická skupina, v rámci protist stojí zcela jinde než vlastní hlenky

známým zástupcem řádu *Acrasida* je *Acrasis rosea* (organismus tvořící oranžové myxaméby a pseudoplazmodia)



Zdroj: <http://cosmos.bot.kyoto-u.ac.jp/csm/photos-j.html>

Říše: RHIZARIA

Oddělení: CERCOZOA

Třída: PHYTOMYXEA

– protozoální organismy, mezi které patří **řád *Plasmodiophorida* - nádorovky**

silně specializovaná skupina, **obligátní endoparazité**

kdysi řazeny k hlenkám pro podobnost vegetativních útvarů – nádorovky tvoří tzv. **paraplazmodia**, mnohoaderné útvary, které na rozdíl od plazmodií hlenek nevznikají splýváním menších plazmodií

další odlišnosti:

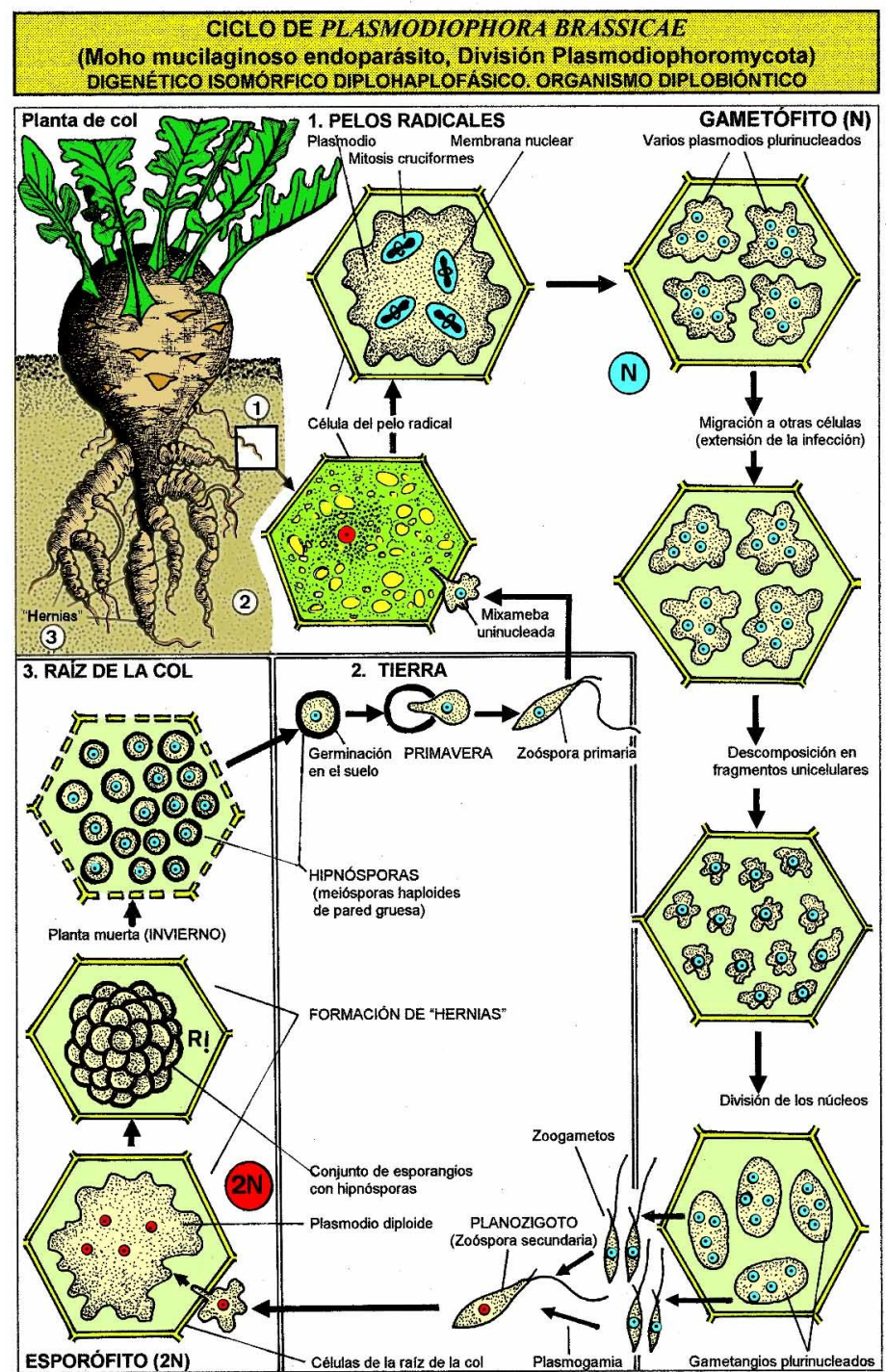
- výživa je osmotrofní (ne holozoická jako u hlenek);
- chybí zde stadium myxaméby;
- hlavní složkou buněčné stěny (cyst, sporangií) je chitin, chybí celulóza;
- netvoří se sporokarpy (možná adaptace na obligátní parazitismus)

životní cyklus:

z cysty vyklíčí bičíkatá primární zoospora => přichytí se na povrch buňky hostitele => směrem k buněčné stěně hostitele se vytvoří "trn" => vakuola v buňce se zvětšuje => tlak plazmy na "trn" prorazí stěnu hostitele => protoplast parazita se přelije do buňky hostitele => dělení jader bez dělení protoplastu => vznik mnohoaderných primárních (haploidních) neboli sporangiogenních paraplazmodií =>

primární paraplazmodia se v létě dělí na jednotlivá sporangia (gametangia) obsahující 4–8 spor (gamet) => uvolní se z hostitele do půdy => další infekce; některé spory přejmou v půdě úlohu gamet a kopulují => v této fázi pouze plazmogamie => 2-jaderné zoospory pronikají zase do buněk hostitele => pomnožením jader vzniká sekundární (diploidní) neboli cystogenní paraplazmodium => v něm karyogamie => meioza => rozpadá se na tlustostěnné cysty

zvláštní způsob dělení jádra v primárním paraplazmodiu (uvnitř uzavřené jaderné blány): metafázové chromosomy utvoří prstenec kolem jádérka, které se protáhne kolmo na rovinu prstence => vznik struktury připomínající kříž – tzv. "křížové dělení" (kromě nádorovek známo u některých jiných skupin prvoků)



výskyt, ekologie: obligátní nekrotrofní parazité řas, rostlin a *Oomycetes* jejich výskyt a rozšíření je spjat s výskytem hostitelských organismů

hospodářský **význam** je jedině negativní - škody na kulturních plodinách stadium sekundárního paraplazmodia působí na rostlinách hypertrofie (zvětšení) a hyperplazie (zmnožení buněk) => z nich se pak po rozpadu buněk uvolňují cysty do půdy => šíření infekce

system: jeden z řádů v rámci třídy *Phytophycea* – nejznámější druh *Plasmodiophora brassicae* (nádorovka kapustová, na snímku vpravo symptomy na kořenech) je parazit brukvovitých

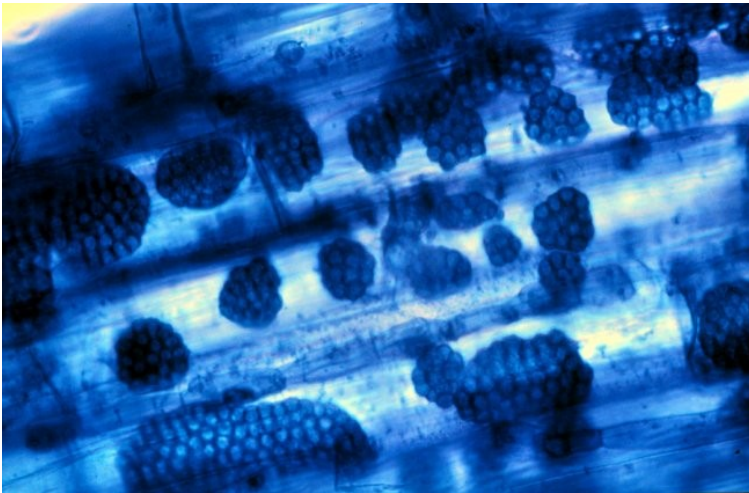


Foto Don Barr, <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>



© M. Sedlářová, 2004

Foto: Michaela Sedlářová,

<http://botany.upol.cz/atlas/system/nazvy/plasmodiophora-brassicae.html>

Polymyxa (na snímku cysty v kořenu pšenice) – přenašeči virů